

## CAPACIDADES COGNOSCITIVAS, ESTRATEGIAS DE FORRAJEY Y ESTRUCTURA SOCIAL: EL CASO DE LOS MAMÍFEROS ACUÁTICOS

### COGNOSCITIVE CAPACITIES, FORAGING STRATEGIES AND SOCIAL STRUCTURE: THE AQUATIC MAMMALS CASE

CASTELBLANCO-MARTÍNEZ, NATALY <sup>1\*</sup> Ph.D

<sup>1</sup>ECOSUR - El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México. \*Correspondencia: [castelblanco.nataly@gmail.com](mailto:castelblanco.nataly@gmail.com)

Recibido: 20-08-2010; Aceptado: 22-10-10

#### Resumen

Existen varias hipótesis que explican las diferencias en el tamaño cerebral, y que han sido desarrolladas y comprobadas en diversos taxa del reino animal. Entre ellas se encuentran la hipótesis embrionaria, la hipótesis del forrajeo y la hipótesis del cerebro social. No obstante, hasta ahora no se ha intentado comprobarlas en mamíferos acuáticos. Este trabajo pretendió validar cada una de estas hipótesis usando datos previamente publicados. Se revisaron aspectos morfológicos, reproductivos y sociales de 66 especies de mamíferos acuáticos, incluyendo los órdenes Cetacea, Sirenia y Carnivora y se correlacionaron con sus coeficientes de encefalización (EQ). El tamaño relativo del cerebro en mamíferos acuáticos no presentó una correlación estadísticamente fuerte con el tiempo de gestación ni con los índices de sociabilidad ( $r < 0.05$ ). No obstante, se encontró que las especies filtradoras y herbívoras tuvieron EQ menores que las especies animalívoras. Los mamíferos acuáticos presentan adaptaciones morfométricas al hábitat que ocupan, por lo que los estudios alométricos que han sido exitosos en animales terrestres deben ser tomados con cautela al ser aplicados a animales acuáticos. Adicionalmente, el estudio del comportamiento en vida silvestre de estas especies, principalmente en relación a la socialización, es más difícil de desarrollar que en el caso de la mayoría de animales terrestres. Es necesario desarrollar un marco de explicaciones satisfactorio que permita integrar todos los factores sociales, ecológicos, energéticos y de historia de vida de las especies a fin de identificar los mecanismos evolutivos que operan en la selección del tamaño cerebral en mamíferos acuáticos.

**Palabras clave:** Evolución, mamíferos acuáticos, encefalización, forrajeo, socialización

**Abstract**

There are several hypotheses that explain brain size differences, like the developmental hypothesis, the foraging hypothesis and the social brain hypothesis. They have been successfully developed/tested in some terrestrial taxa, however, no attempt has been done to test them in aquatic mammals. I reviewed previously published data in order to validate those hypotheses. Morphological, reproductive and social aspects of 66 aquatic mammal species, belong to the Orders Cetacea, Sirenia and Carnivora, were reviewed and correlated with their encephalization quotient (EQ). Relative brain size did not show a strong correlation with gestation duration nor sociability indexes ( $r < 0.05$ ). Nevertheless, filtering and herbivorous species showed EQ lower than those animalivorous species. Aquatic mammals show morphometric adaptations to their special habitat, and allometric studies should be taken with caution. Furthermore, the study of the mammal's behavior in wildlife could be more difficult in water than in land. It is necessary to develop a frame of satisfactory explanations which integrates social, ecological, energetic and life-story aspects in order to identify evolutionary aspects that drive the size brain selection in aquatic mammals.

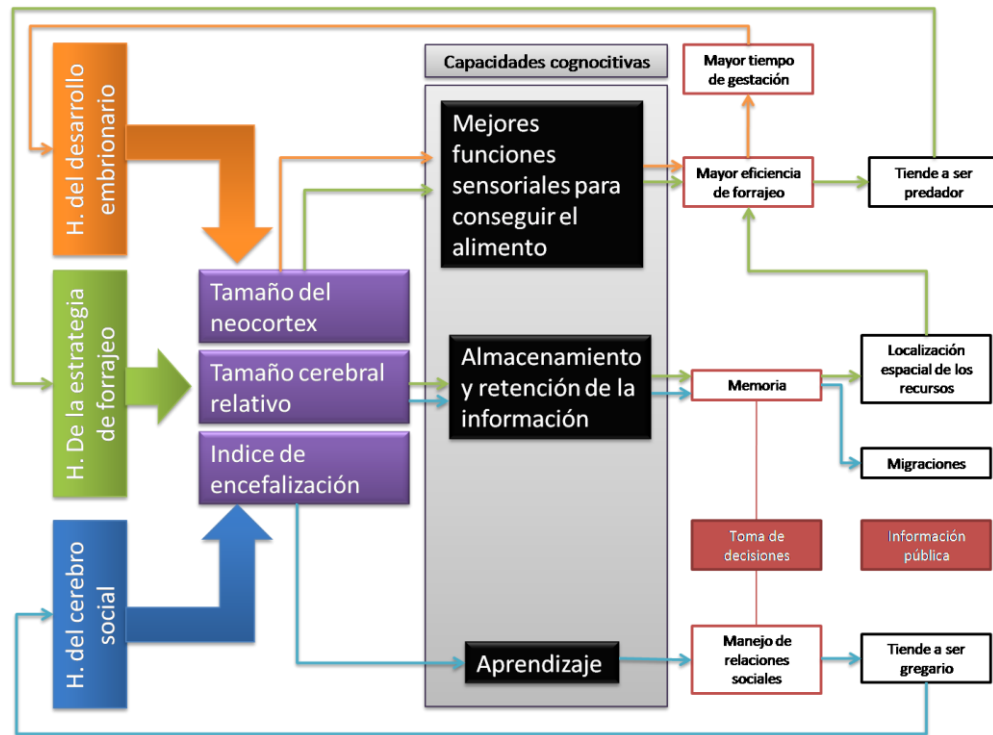
**Keywords:** Evolution, aquatic mammals, encephalization, foraging, socialization

**Introducción**

Primates, aves y cetáceos presentan estructuras sociales, culturales y de comunicación complejas, así como elaboradas estrategias de forrajeo. Estos grupos desarrollaron cerebros de mayor tamaño relativo que el mínimo necesario para el funcionamiento del organismo (DUNBAR y SHULTZ 2007). El cerebro es el segundo órgano más costoso después del corazón (DUNBAR y SHULTZ 2007), y ya que la evolución es un proceso de costo-beneficio, es importante entender por qué ciertas especies invierten tanta energía en desarrollar y mantener tejido cerebral (DUNBAR y SHULTZ 2007). La Figura 1 resume las hipótesis que explican la evolución del tamaño cerebral y su relación con las capacidades cognitivas, el comportamiento social, las estrategias alimenticias y los rasgos de vida de las especies.

La hipótesis de desarrollo embrionario (PÉREZ-BARBERÍA y GORDON 2005) establece que hembras de especies sujetas a menor estrés nutricional debido a su adaptación a consumir alimentos de alta calidad, serán capaces de invertir mayor energía en el desarrollo del feto, y consecuentemente, producirán crías con cerebros mayores. La hipótesis del forrajeo (MARTIN, 1984 en PÉREZ-BARBERÍA y GORDON 2005) se centra en la capacidad de búsqueda,

consecución y memorización espacial de los recursos alimenticios. Animales predadores tenderán a tener cerebros mayores que los herbívoros. La hipótesis del cerebro social (DUNBAR 1998; DUNBAR y SHULTZ 2007), indica que cerebros grandes permiten desarrollar capacidades cognoscitivas de memoria y aprendizaje, y por tanto mayor complejidad en las relaciones sociales.



**Figura 1.** Hipótesis que explican la relación entre las características cerebrales (en violeta), las capacidades cognoscitivas y las estrategias sociales y de forrajeo.

En términos generales, parece existir una correlación entre las capacidades cognoscitivas (expresada en términos de tamaño cerebral relativo), capacidad de formación de grupos y estrategia de forrajeo (HSIEH *et al.* 2007). Parece claro que cuanto más elaborada sea la estrategia de consecución de alimento y la formación de grupos, mayores las exigencias de capacidades cognoscitivas.

Las anteriores teorías han sido exitosamente probadas en varios grupos de animales terrestres a partir de estudios en primates (DUNBAR 1998; KUDO y DUNBAR 2001; JANMAAT *et al.* 2006; RAMOS-FERNÁNDEZ *et al.* 2006; DUNBAR y SHULTZ 2007), carnívoros, insectívoros, ungulados (DUNBAR y BEVER 1998; PÉREZ-BARBERÍA y GORDON 2005; PÉREZ-BARBERÍA *et al.* 2007), aves (SANFORD y CLAYTON 2008), murciélagos (WINTER y STICH 2005) entre otros.

Los mamíferos acuáticos, específicamente los cetáceos, poseen rasgos cognoscitivos complejos, como son las alianzas entre individuos, el engaño, el

reconocimiento de sí mismo, cuidado parental extremo, etc. (MARINO 2002). De manera convergente a los primates, pero bajo escenarios ambientales opuestos, evolucionaron una alta encefalización (MARINO 2002). Adicionalmente, el grupo presenta una variabilidad suficiente de tamaños cerebrales relativos, sistemas sociales y hábitos alimenticios; que permite realizar comparaciones.

Este trabajo pretendió reunir información respecto al tamaño cerebral, organización social y comportamiento alimentario de los mamíferos acuáticos, a fin de validar las hipótesis de evolución del tamaño cerebral.

## Métodos

Se recabó la información relativa a la morfometría corporal y cerebral, estrategias de forrajeo, organización social y características etológicas de 66 especies de mamíferos acuáticos, pertenecientes a cetáceos (misticetos y odontocetos), pinípedos y sirenios (Ver Apéndice). Para determinar la relación entre tamaño cerebral y el tamaño corporal, se usó el coeficiente de encefalización (EQ, por el término Encephalization Quotient en inglés). EQ es una medida del tamaño cerebral relativo derivada de una regresión entre peso cerebral sobre el peso corporal para una muestra  $n$  de individuos de la especie (MARINO 2004). Los valores EQ son básicamente residuos de la regresión lineal con valores estandarizados. Se usaron los valores basados en parámetros de la ecuación de regresión de JERISON (1973).

$$EQ = \frac{\text{Peso cerebro}}{0.12(\text{peso corporal})^{0.67}}$$

Los valores de EQ, o en su defecto, los valores de peso corporal y peso cerebral, fueron tomados de WORTHY y HICKIE 1986; O'SHEA y REEP 1990; MARINO 1997; MARINO *et al.* 2004; CONNOR y MANN 2005; MARINO 2007; MARINO *et al.* 2007; MAY-COLLADO *et al.* 2007a; MAY-COLLADO *et al.* 2007b). Mediante esta revisión se pretende demostrar las siguientes hipótesis y predicciones para los mamíferos acuáticos actuales:

- A. Hipótesis del desarrollo embrionario: "Especies con mayor tiempo de desarrollo fetal presentan mayor EQ". Para ello se consultó el tiempo de gestación de cada una de las especies (MARINO 1997).
- B. Hipótesis del forrajeo: "Especies con estrategias complejas de forrajeo tendrán mayor EQ". A excepción de los sirenios, de hábitos herbívoros, todas las especies de mamíferos acuáticos caen en la clasificación de "animalívoros" según definición de MILJUTIN 2009), consumiendo peces, moluscos, cefalópodos, plancton, y otros animales

acuáticos. Sin embargo, los cetáceos misticetos son filtradores, mientras que los odontocetos realizan la búsqueda de su presa de manera activa. Así, cada una de las especies fue clasificada según sus hábitos de forrajeo como: Filtradores, No filtradores y Herbívoros.

C. Hipótesis del cerebro social: "Especies gregarias poseen mayor EQ que aquellas donde los individuos son predominantemente solitarios". Se usaron las siguientes variables como estimadores del grado de sociabilidad de la especie (Tabla 1):

- Tamaño grupal, es decir la media geométrica del número de individuos en el grupo (MARINO 1997; FORCADA 2000).
- Composición grupal, definida por el sexo y clase etaria de los individuos pertenecientes a un grupo.
- Estabilidad grupal, esto es, el grado de cohesión y duración que tienen los grupos.

**Tabla 1.** Valores asignados a cada una de las especies, según sus características sociales (adaptado de MAY-COLLADO *et al.* 2007a; MAY-COLLADO *et al.* 2007b)

<b>Tamaño grupal</b>	<b>Composición grupal</b>	<b>Estabilidad grupal</b>
<b>0</b> =individuos solitarios o pares	<b>0</b> =Madre + cría	<b>0</b> =Madre + cría
<b>1</b> = Grupos pequeños	<b>1</b> =grupos segregados por edad o sexo	<b>1</b> =asociaciones temporales
<b>2</b> =Grupos medianos y grandes	<b>2</b> =grupos mixtos	<b>2</b> =asociaciones medianamente duraderas <b>3</b> =Asociaciones de larga duración, grupos familiares

La sumatoria de estas tres variables fue denominada Índice de Complejidad Social (ICS).

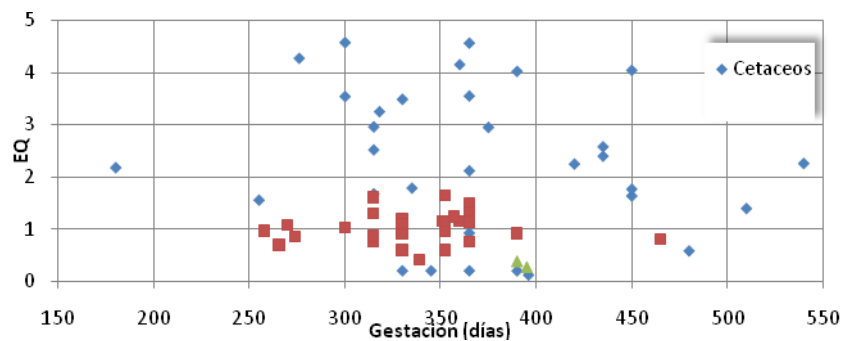
$$\text{ICS} = \text{Tamaño grupal} + \text{composición grupal} + \text{estabilidad grupal}$$

Adicionalmente, asumiendo que animales gregarios generan mayor complejidad en la comunicación, y son capaces de comunicarse a mayor distancia, se usó como índice de sociabilidad las frecuencias de las vocalizaciones registradas para cada especie. Sólo se usaron las especies de cetáceos (MAY-COLLADO *et al.* 2007a; MAY-COLLADO *et al.* 2007b), por la limitación en la información actual y porque las frecuencias de vocalización no son comparables entre grupos.

Se desarrollaron gráficos exploratorios usando las variables EQ, tiempo de gestación,  $\log_{10}$  de la masa corporal, masa cerebral, ICS, y frecuencias de vocalización con el fin de obtener índices R de correlación.

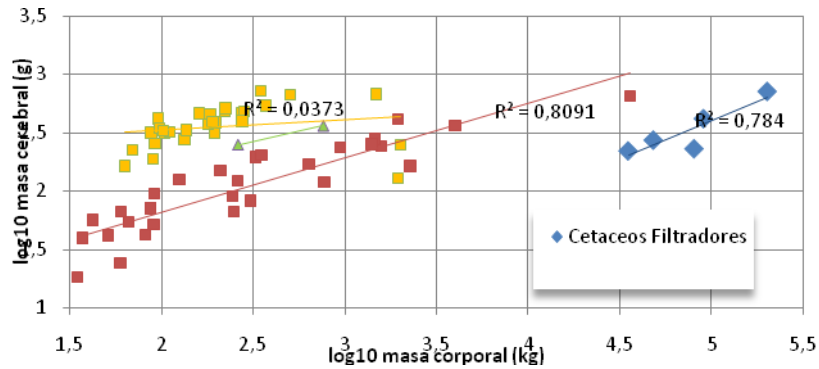
## Resultados y discusión

La Figura 2 muestra la relación entre EQ y tiempos de gestación para las especies de cetáceos, pinípedos y sirenios estudiadas, con promedios de 369,24, 336,53 y 392,5 días respectivamente. Además de las diferencias entre taxa, la gráfica no muestra ninguna relación entre la duración de la gestación y el tamaño cerebral relativo, para ninguno de los grupos ni para el conjunto general de los datos ( $r$  Pearson  $< 0,005$  para todos los casos). Este resultado coincide con MARINO (1997), quien tampoco consiguió validar la hipótesis del desarrollo embrionario para cetáceos.



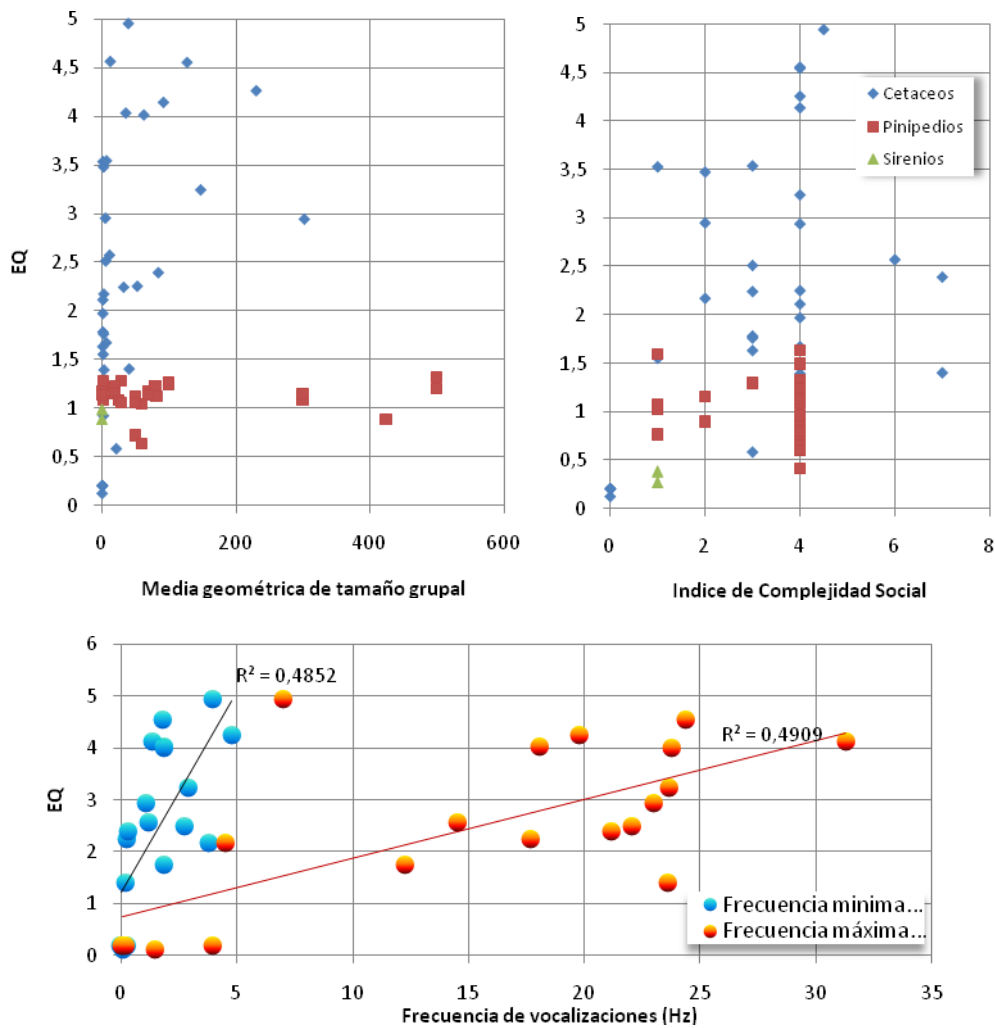
**Figura 2.** Relación entre el tiempo de gestación (días) y el coeficiente de encefalización (EQ) de mamíferos acuáticos

La mayoría de las especies de mamíferos acuáticos son animalívoras no filtradoras. En la Figura 3 se puede apreciar que existe una separación en los valores relativos de masa cerebral entre las diferentes estrategias de forrajeo. Se puede apreciar como las especies que realizan una caza activa de la presa (cetáceos odontocetos y pinnípedos) presentan mayores índices de encefalización (1,87 en promedio), mientras que los cetáceos filtradores presentan EQ similares a las de los sirenios (0,18 y 0,32 respectivamente).



**Figura 3.** Relación entre la masa corporal y cerebral de 66 especies de mamíferos acuáticos

No se encontró una relación lineal clara entre el EQ y los índices de sociabilidad de las especies (Fig. 4). La media geométrica del tamaño grupal no presentó ninguna relación clara con el EQ, a diferencia de lo encontrado en primates (KUDO y DUNBAR 2001), pero coincidiendo con los hallazgos para ungulados (SHULTZ y DUNBAR 2006). En el caso de los pinípedos, las especies se reúnen en colonias de miles de individuos durante las épocas reproductivas, pero evidentemente esta gran densidad no tuvo ninguna correlación con el EQ, que fueron algunos de los más bajos.



**Figura 4.** Relación entre el índice de encefalización y los índices de sociabilidad (Media geométrica del tamaño grupal, índice de complejidad social y frecuencia de vocalizaciones) para mamíferos acuáticos. Las frecuencias de vocalizaciones sólo corresponden a cetáceos.

Cetáceos y pinípedos poseen un mayor tamaño cerebral, y su tipo de dieta les permite mantener los costosos tejidos cerebrales. Esta gran capacidad computacional, así mismo, les otorga la posibilidad de crear estrategias sofisticadas de pesca y caza, bien sea comunitaria o no. Se ha especulado que los cetáceos poseen un gran EQ debido a su capacidad de ecolocalizar (WORTHY y HICKIE 1986), sin embargo, los murciélagos también desarrollaron este sistema de comunicación, y sus EQ son relativamente modestas. Los sirenios, por otra parte, son de hábitos herbívoros, y poseen una baja tasa metabólica. Sus EQ son los menores de todos los mamíferos acuáticos, pues la baja calidad del alimento que consumen no les permite mantener una gran masa de tejido neuronal. Los sirenios no poseen lazos sociales fuertes, a excepción de la relación madre-cría, y las esporádicas



formaciones de grupos reproductivos. Es interesante anotar que los dugones (*Dugon dugong*) poseen cierto grado de complejidad en sus relaciones sociales (ANDERSON 1997; ANDERSON 2002), y su EQ es mayor que el de los manatíes, quienes no presentan ningún indicio de territorialidad, jerarquía o fidelidad de grupo. También es importante resaltar que las ballenas filtradoras, quienes son solitarias y presentan estrategias pasivas de forrajeo, poseen EQ similares a la de los sirenios, sugiriendo una convergencia evolutiva en el tamaño cerebral relativo. Al observar el ICS vs EQ, las especies con mayor complejidad social tienden a presentar mayores EQ, mientras que los sirenios, poco gregarios presentan bajos valores de EQ. No obstante, no se encontró ninguna correlación lineal entre las dos variables.

Por último, la frecuencia de las vocalizaciones (mínimas y máximas) de cetáceos está levemente relacionada con el índice de encefalización, aunque en menos del 50% para ambos casos ( $r < 0.5$ ). En términos generales se puede suponer que la sociabilidad es cognoscitivamente demandante, de tal suerte que la transición de formas de vida solitarias a sociales está facilitada por un incremento en el poder computacional, es decir, en el tamaño cerebral relativo (EQ). Esto puede ser concomitante a un aumento en las frecuencias de vocalización, capaces de mantener la cohesión grupal, pero la frecuencia no necesariamente es una causa o consecuencia del EQ.

A pesar de las ventajas obvias de un cerebro mayor en el desarrollo de complejas relaciones sociales, no se pudo demostrar con los datos existentes. El estudio de la estructura social en mamíferos exclusivamente acuáticos no es sencillo, debido al grado de dispersión de los grupos en la naturaleza, a la dificultad de acompañar al mismo grupo de estudio por tiempo prolongado (y por lo tanto, de determinar la duración y cohesión del mismo), y a la ausencia de una territorialidad marcada. Todo esto permite suponer que las categorizaciones asignadas para las especies son subjetivas y, por tanto, el análisis resulta especulativo.

Por otra parte, diferencias en el número de individuos usados para estimar la EQ para cada especie pueden ser muy variables. Para la mayoría de la información usada no fue posible conocer el  $n$  utilizado por las fuentes para obtener los valores de encefalización. Algunos trabajos que recopilaban la información no reportan esta información (WORTHY y HICKIE 1986; MARINO 1997, 2004). Sin embargo, teniendo en cuenta las dificultades para coleccionar material biológico proveniente de mamíferos acuáticos es probable que el  $n$  sea bajo. Por ejemplo, O'SHEA y REEP (1990) analizaron doce especímenes de *Trichechus manatus manatus* y 2 de *Dugong dugon*; mientras que los datos proporcionados para cetáceos por CONNOR y MANN (2005) varían de uno a 19 individuos, con moda de un individuo por especie. El bajo tamaño de

muestra, y la variabilidad del mismo también tienen implicaciones importantes en el análisis de datos. En posteriores refinamientos del estudio, sería interesante hacer una recopilación más exhaustiva de la información procedente de museos y colecciones zoológicas.

La adaptación al medio totalmente acuático en el caso de cetáceos y sirenios representa una de las más dramáticas transformaciones en la historia evolutiva de los mamíferos (MARINO 2007). Estas especies han desarrollado estructuras morfológicas de manera única debido a las condiciones especiales de gravedad y a sus hábitos alimenticios especializados que explican el aumento de sus cráneos en términos funcionales. Por ejemplo, los misticetos poseen mandíbulas exageradamente elongadas, adaptadas para consumir grandes volúmenes de kril, pero carecen de ligamentos de la nuca presentes en mamíferos terrestres para dar soporte a la cabeza (WORTHY y HICKIE 1986). Otros aspectos, como el desarrollo de avanzado sistema auditivo, la pérdida de olfacción, y la disposición del sistema linfático los separan funcionalmente de los mamíferos terrestres (MARINO 2007). Estas diferencias en la proporción de las estructuras hace que el uso de valores alométricos como el EQ no sea procedente para comparar entre especies acuáticas, semiacuáticas y terrestres.

Los mamíferos acuáticos presentan altos valores de longevidad, tardan en alcanzar la madurez sexual, tienen largos periodos de gestación, prole pequeña y gran biomasa corporal. Las crías son extremadamente precoces, capaces de moverse y respirar inmediatamente después del parto. No obstante, son dependientes de sus madres por tiempos extremadamente largos. Según estas características, emplean una estrategia reproductiva K, al igual que otras especies de mamíferos terrestres con las mismas características de historia de vida. Sin embargo, son altamente polígamos, por lo que estos resultados se oponen a los hallazgos en mamíferos y aves terrestres, para los que la poligamia está inversamente relacionada con el tamaño cerebral (DUNBAR y SHULTZ 2007). Tampoco se ajustan a la hipótesis embrionaria, pues aunque en términos generales presentan tiempos de gestación largos, no existe correlación alguna con el EQ. Así, no solo el tamaño cerebral interfiere en la creación de estrategias sociales y de forrajeo. Es necesario desarrollar un marco de explicaciones satisfactorio que permita integrar todos los factores sociales, ecológicos, energéticos y de historia de vida de las especies a fin de identificar los mecanismos evolutivos que operan en la selección del tamaño cerebral. Hasta el momento, por lo menos en lo que concierne a mamíferos acuáticos, mucha de esta información es difusa, por tanto el análisis que pudiera hacerse al respecto resultaría bastante especulativo.

## Agradecimientos

Este estudio fue realizado en el marco del curso de doctorado en Ecología y Desarrollo Sustentable, llevado a cabo por la autora en El Colegio de La Frontera Sur, México. Deseo expresar mi agradecimiento a CONACyT por el otorgamiento de la beca de estudios. Agradezco también a Yann Hénaut, Juan Jacobo Schmitter-Soto, León David Olivera, Everardo Barba, Daniel Carrillo, y Mario Rivera por sus comentarios al trabajo. A Jaime de la Ossa y dos revisores anónimos por los ajustes al manuscrito.

## Referencias

- ANDERSON P. K. 1997. Shark Bay dugongs in summer .1. Lek mating. Behaviour 134:433-462.
- ANDERSON P. K. 2002. Habitat, niche, and evolution of Sirenian mating systems. Journal of Mammalian Evolution 9:55-98.
- CONNOR R. C., MANN J. 2005. Social cognition in the wild: Machiavellian dolphins? Pp. 329-367. En: Hurley S, Nudd M (Eds.). Rational animals. Oxford University Press. Oxford, UK.
- DUNBAR R. 1998. The social brain hypothesis. Evolutionary Anthropology 6:178-190.
- DUNBAR R. I. M., BEVER J. 1998. Neocortex size predicts group size in carnivores and some insectivores. Ethology 104:695-708.
- DUNBAR R. I. M., SHULTZ S. 2007. Evolution in the social brain. Science 317:1344-1347.
- FORCADA J. 2000. Can population surveys show if the Mediterranean monk seal colony at Cap Blanc is declining in abundance? Journal of Applied Ecology 37:171-181.
- HSIEH F., HORNG S. B., LIN H. Y., LAN Y. C. 2007. Testing dynamic rules of animal cognitive processing with longitudinal distribution data. Statistica Sinica 17:735-748.

JANMAAT K. R. L., BYRNE R. W., HLER K. Z. 2006. Evidence for a spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour* 72:797-807.

JERISON H. J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, N.Y Pp. 472.

KUDO H., DUNBAR R. I. M. 2001. Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour* 62:711-722.

MARINO L. 1997. The relationship between gestation length, encephalization, and body weight in odontocetes. *Marine Mammal Science* 13:133-138.

MARINO L. 2002. Convergence of Complex Cognitive Abilities in Cetaceans and Primates. *Brain, Behavior and Evolution* 59:21-32.

MARINO L. 2004. Cetacean Brain Evolution: Multiplication Generates Complexity. *International Journal of Comparative Psychology* 17:1-16.

MARINO L. 2007. Cetacean brains: How aquatic are they? *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 290:694-700.

MARINO L., CONNOR R. C., FORDYCE R. E., HERMAN L. M., HOF P. R., LEFEBVRE L., LUSSEAU D., MCCOWAN B., NIMCHINSKY E. A., PACK A. A., RENDELL L., REIDENBERG J. S., REISS D., UHEN M. D., GUCHT E. V. D., WHITEHEAD H. 2007. Cetaceans have complex brains for complex cognition. *PLoS Biology* 5:139.

MARINO L., MCSHEA D. W., UHEN M. D. 2004. Origin and evolution of large brains in toothed whales. *The Anatomical Record Part A*:1247-1255.

MAY-COLLADO L., AGNARSSON I., WARTZOK D. 2007a. Phylogenetic review of tonal sound production in whales in relation to sociality. *BMC Evolutionary Biology* 7:136.

MAY-COLLADO L. J., AGNARSSON I., WARTZOK D. 2007b. Reexamining the relationship between body size and tonal signals frequency in whales: a comparative approach using a novel phylogeny. *Marine Mammal Science* 23:524-552.

MILJUTIN A. 2009. Substrate utilization and feeding strategies of mammals: Description and classification Estonian Journal of Ecology 58:60-71.

O'SHEA T. J., REEP R. L. 1990. Encephalization quotients and life-history traits in the Sirenia. Journal of mammalogy 71:534-543.

PÉREZ-BARBERÍA F., GORDON I. 2005. Gregariousness increases brain size in ungulates. Oecologia 145:41-52.

PÉREZ-BARBERÍA F. J., SHULTZ S., DUNBAR R. I. M., JANIS C. 2007. Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. Evolution 61:2811-2821.

RAMOS-FERNÁNDEZ G., BOYER D., GÓMEZ V. 2006. A complex social structure with fission–fusion properties can emerge from a simple foraging model. Behavioral Ecology and Sociobiology 60:536-549.

SANFORD K., CLAYTON N. 2008. Motivation and memory in zebra finch (*Taeniopygia guttata*) foraging behavior. Animal Cognition 11:189-198.

SHULTZ S., DUNBAR R. I. M. 2006. Both social and ecological factors predict ungulate brain size. Proceedings of the Royal Society 273:207-215.

WINTER Y., STICH K. P. 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. J Exp Biol 208:539-548.

WORTHY G. A. J., HICKIE J. P. 1986. Relative brain size in marine mammals. The American Naturalist 128:445-459.

## APENDICE

Especie	Índice de encefalización	Tamaño(kg)	Peso cerebro (g)	Estrategia de forrajeo	Tamaño grupal promedio	Gestación	Tamaño grupal	Composición grupal	Estabilidad grupal	Índice de Complejidad Social	Max frecuencia Hz	Min frecuencia Hz
<i>Balaena mysticetus</i>	0,12	80000	231,1833333	Filtradores	1	396	0	0	0	0	1,5	0,1
<i>Eschrichtius robustus</i>	0,2	35000	221,5927695	Filtradores	1	390	0	0	0	0	0,2	0,06
<i>Balaenoptera musculus</i>	0,2	200000	712,3937371	Filtradores	1	330	0	0	0	0	0,0804	0,1281
<i>Balaenoptera physalus</i>	0,2	90000	417,227069	Filtradores	1,55	365	0	0	0	0	0,088	0,0135
<i>Megaptera novaeangliae</i>	0,2	48000	273,8177672	Filtradores	1	345	0	0	0	0	4	0,25
<i>Physeter macrocephalus</i>	0,58	35833,33	652,8304407	No filtradores	22,1	480	1	1	1	3		
<i>Kogia breviceps</i>	1,78	305	82,20550369	No filtradores	2	335	1	1	1	3		
<i>Kogia simus</i>	1,63	248,5	65,62303131	No filtradores	1,87	450	1	1	1	3		
<i>Platanista gangetica</i>	1,55	59,63	23,98242641	No filtradores	2,45	255	0	0	1	1		
<i>Pontoporia blainvillei</i>	1,67	34,89	18,04372173	No filtradores	7,1	315	1	2	1	4		
<i>Lipotes vexillifer</i>	2,17	82,00	41,56377785	No filtradores	3,4	180	1	0	1	2	4,55	3,8
<i>Inia geoffrensis</i>	2,51	90,83	51,48578775	No filtradores	6,22	315	1	1	1	3	22,086	2,75
<i>Delphinapterus leucas</i>	2,24	636,00	169,2638776	No filtradores	32,9	420	1	1	1	3	17,7	0,3
<i>Monodon monoceros</i>	1,76	1578,33	244,5148283	No filtradores	3	450	1	1	1	3	12,28	1,88
<i>Phocoena phocoena</i>	2,95	51,19	41,20909766	No filtradores	5,7	315	1	0	1	2		
<i>Phocoena sinus</i>	3,53	86,834	70,25817689	No filtradores	2	300	0	0	1	1		
<i>Neophocaena phocaenoides</i>	3,48	37,3	39,275	No filtradores	3	330	1	0	1	2		
<i>Phocoenoides dalli</i>	3,54	86,83	70,45503398	No filtradores	7,4	365	1	1	1	3		
<i>Steno bredanensis</i>	4,95	124,857	125,6613841	No filtradores	40		1,5	2	1	4,5	7	4
<i>Sotalia fluviatilis</i>	4,56	42,24	56,00152609	No filtradores	13	300	1	2	1	4	24,41	1,847
<i>Lagenorhynchus acutus</i>	2,25	244,667	89,64540508	No filtradores	53,2	540	2	1	1	4		

<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	4,55	91,05	93,48220834	No filtradores	127,38	365	2	1	1	4		
<i>Grampus griseus</i>	4,01	328	194,4374192	No filtradores	63	390	2	2	3	7	23,8	1,9
<i>Tursiops truncatus</i>	4,14	209,53	148,6740951	No filtradores	92,2	360	2	1	1	4	31,3	1,4
<i>Stenella longirostris</i>	3,24	66,2	53,7675024	No filtradores	147,74	318	2	1	1	4	23,69	2,92
<i>Stenella coeruleoalba</i>	2,94	261,099	122,3508019	No filtradores	302	375	2	1	1	4	22,99	1,1
<i>Delphinus delphis</i>	4,26	60,17	66,31231762	No filtradores	230,38	276	2	1	1	4	19,8	4,8
<i>Pseudorca crassidens</i>	4,03	350,098	204,1324735	No filtradores	36,16	450	2	2	3	7	18,1	1,87
<i>Orcinus orca</i>	2,57	1955,45	412,16245	No filtradores	12	435	1	2	3	6	14,53	1,225
<i>Globicephala melas</i>	2,39	943,20	235,1702829	No filtradores	84,5	435	2	2	3	7	21,2	0,32
<i>Globicephala macrorhynchus</i>	1,4	4000	362,6671587	No filtradores	41,1	365	2	2	3	7	23,6	0,24
<i>Mesoplodon densirostris</i>	1,39	770,5	119,4407361	No filtradores	3,7	510	1	2	1	4		
<i>Mesoplodon europaeus</i>	2,11	1465	278,8647778	No filtradores	2	365	1	2	1	4		
<i>Mesoplodon mirus</i>	1,97	1400	252,5643274	No filtradores	2		1	2	1	4		
<i>Ziphius cavirostris</i>	0,92	2273,00	163,1959773	No filtradores	2,9	365	1	2	1	4		
<i>Phoca vitulina</i>	1,3	87,315	313,625	No filtradores	30	315	2	0	1	3		
<i>Phoca largha</i>	1,03	91,5	253,75	No filtradores	3	300	0	0	1	1		
<i>Phoca hispida</i>	1,6	69,085	224,625	No filtradores	2	315	0	0	1	1		
<i>Phoca sibirica</i>	0,77	89,5	187,5	No filtradores	1	315	0	0	1	1		
<i>Phoca caspica</i>	0,85	62,75	162,5	No filtradores	20	315	2	1	1	4		
<i>Phoca groenlandica</i>	0,87	132,25	275	No filtradores	20	315	2	1	1	4		
<i>Erignathus barbatus</i>	0,90	270,5	460	No filtradores	2	330	0	1	1	2		
<i>Cystophora cristata</i>	1,16	182,84	455	No filtradores	1	351	0	1	1	2		
<i>Halichoerus grypus</i>	0,7	194	307,5	No filtradores	25	265,5	2	1	1	4		
<i>Ommatophoca rossii</i>	1,07	219,4	477,5	No filtradores	1	270	0	0	1	1		
<i>Hydrurga leptonyx</i>	1,18	345,5	712,5	No filtradores	50	330	2	1	1	4		
<i>Leptonychotes</i>	0,6	368	532,325	No filtradores	30	330	2	1	1	4		

<i>weddellii</i>												
<i>Mirounga angustirostris</i>	0,42	1487,5	670	No filtradores	424,66	339	2	1	1	4		
<i>Mirounga leonina</i>	1,50	2006,5	244,7515771	No filtradores	50	365	2	1	1	4		
<i>Monachus monachus</i>	0,92	280,5	480	No filtradores	300	390	2	1	1	4		
<i>Monachus tropicalis</i>	1,28	160	460	No filtradores	500	365	2	1	1	4		
<i>Callorhinus ursinus</i>	0,6	135,875	328,75	No filtradores	70	352,5	2	1	1	4		
<i>Arctocephalus philippi</i>	1,64	95	415	No filtradores	500	352,5	2	1	1	4		
<i>Arctocephalus australis</i>	1,14	103,75	307,5	No filtradores	80	352,5	2	1	1	4		
<i>Arctocephalus pusillus</i>	0,95	178,75	369,375	No filtradores	70	352,5	2	1	1	4		
<i>Arctocephalus forsteri</i>	1,15	109,69	320	No filtradores	80	360	2	1	1	4		
<i>Arctocephalus gazella</i>	1,33	96,6	341	No filtradores	100	365	2	1	1	4		
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	1,23	101,25	326,25	No filtradores	100	357	2	1	1	4		
<i>Eumetopias jubatus</i>	0,85	502,6090909	661,25	No filtradores	60	274	2	1	1	4		
<i>Zalophus californianus</i>	1,1	195,5	383,25	No filtradores	81,82	330	2	1	1	4		
<i>Otaria byronia</i>	1,13	222	508,125	No filtradores	300	365	2	1	1	4		
<i>Neophoca cinerea</i>	0,97	189,275	388,75	No filtradores	70	258	2	1	1	4		
<i>Phocarcos hookeri</i>	0,76	273,5	393,75	No filtradores	50	365	2	1	1	4		
<i>Odobenus rosmarus</i>	0,8	1950	128,0599054	No filtradores	60	465	2	1	1	4		
<i>Trichechus manatus latirostris</i>	0,27	756	364	Herbívoros	1	395	0	0	1	1		
<i>Dugong dugon</i>	0,38	262	250	Herbívoros	1	390	0	0	1	1		